Über die Vergilbung der Blätter

Von

Hans Molisch

w. M. k. Akad.

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der k. k. Universität in Wien.

Nr. 112 der zweiten Folge

(Mit 2 Textfiguren)

(Vorgelegt in der Sitzung am 21. Februar 1918)

I. Einleitung.

Es ist eine sehr auffallende Tatsache, daß häufig Erscheinungen, die nur an einer oder einigen wenigen Pflanzenarten zu beobachten sind, mit großem Fleiße und mit bewundernswerter Genauigkeit von zahlreichen Forschern untersucht worden sind, hingegen Erscheinungen, die uns auf Schritt und Tritt begegnen und sich einer allgemeinen Verbreitung erfreuen, die Aufmerksamkeit der Forscher nur in geringem Grade auf sich gezogen haben. Zu den Phänomenen der letzteren Art gehört auch die Vergilbung des Laubes. Dieses herrliche, im heimischen Klima jeden Herbst sich darbietende Schauspiel, das uns den Wald knapp vor dem Laubfall in so mannigfachen, entzückenden Farbentönen erscheinen läßt, das jedes Menschen Auge, auch das des Laien, auf sich lenkt und die Dichter so oft in Stimmung, ja in Begeisterung versetzt hat, war bisher nicht Gegenstand ausführlicher physiologischer Untersuchungen. In einigen unserer besten Pflanzenphysiologien kommt das Wort Vergilbung überhaupt nicht vor. Dieser Zustand ermutigt mich, einige Beobachtungen, die ich in den letzten Jahren über das Vergilben des Laubes zu machen Gelegenheit hatte, hier mitzuteilen.

Ich stellte mir zunächst die Frage, welchen Einfluß gewisse äußere Faktoren, wie Licht, beziehungsweise Lichtabschluß, Temperatur, Sauerstoff, die Ernährung und das Alter auf das Gelbwerden ausüben, denn auffallenderweise finden sich darüber, abgesehen von gelegentlichen, meist unbewiesenen Behauptungen in der Literatur keine speziellen Untersuchungen vor. Im Anschluß daran wurden auch verschiedene mikroskopische Beobachtungen gemacht, um ein besseres Verständnis der Physiologie der Vergilbung vorzubereiten.

Die mit der Vergilbung in der Natur oft verbundene Rötung des Laubes wurde außer acht gelassen und daher wird in dieser Abhandlung nur von der Vergilbung die Rede sein.

II. Über den Einfluß des Lichtabschlusses auf die Vergilbung.

Bei aufmerksamer Beobachtung des herbstlich verfärbten Laubes in der freien Natur läßt sich oft feststellen, daß die Blätter im Innern der Baumkrone viel früher vergilben als außen. Auch sah ich oft, daß Blätter, die sich gegenseitig stark beschatten, früher gelb werden als frei dem Tageslicht ausgesetzte. Dies spricht dafür, daß Lichtmangel die Vergilbung begünstigt. Durch die folgenden, speziell darauf gerichteten Versuche wurde die geäußerte Vermutung vollauf bestätigt.

Tropaeolum majus.

1.

Die Experimente wurden im September und Oktober gemacht, also zu einer Zeit, da die Blätter schon die Neigung zur Vergilbung besitzen. Jeder Versuch wurde mit möglichst gleich alten Blättern eines und desselben Sprosses angestellt. Die Blätter stammten von Pflanzen, die im freien Grunde eines Gartens gezogen, üppig und gesund waren.

Je 5 Blätter wurden mit den Blattstielen in ein Gefäß mit Wasser gestellt. Über jedes Gefäß kam ein Glassturz, so daß sich die Blätter in einem feuchten Raume befanden. Beide

Gefäße wurden im Experimentierraum bei einer Temperatur von 14 bis 18° aufgestellt. Das eine Gefäß (*A*) war dem Lichte ausgesetzt, das andere (*B*) wurde durch einen Blechsturz verfinstert. Beginn des Versuches am 9. X. 1917.

Am 14. X. *A* (Licht): Alle Blätter grün.
B (finster): 1 Blatt fast ganz gelb, nur die zentrale Stelle, wo der Blattstiel aufsitzt, noch grün, die anderen 5 Blätter grün.

Am 18. X. *A* (Licht): 1 Blatt gelblich, die anderen 4 grün.
B (finster): 1 Blatt ganz gelb, 3 stark gelb und 1 gelblich.

Am 19. X. *A* (Licht): 1 Blatt gelblich, die anderen 4 noch grün.
B (finster): Alle 5 Blätter ganz gelb.

Am 23. X. *A* (Licht): 1 Blatt gelb, die anderen 4 gelb, in der Mitte noch grün.
B (finster): Alle 5 Blätter tief gelb.

Am 26. X. *A* (Licht): Wie vorher.
B (finster): Wie vorher.

Auffallend ist der Unterschied in der Gelbfarbe bei den Licht- und Finsterblättern. Im Finstern ist der Gelbton mehr orange und viel tiefer als im Lichte.

2.

Der Versuch wurde mit *Tropaeolum* in derselben Weise wiederholt. Beginn des Experimentes am 22. X. 1917.

26. X. 1917. *A* (Licht): Alle Blätter grün.
B (finster): 1 Blatt gelb, 4 grün.

27. X. 1917. *A* (Licht): 1 Blatt gelblich, 4 grün.
B (finster): 1 Blatt gelb, 4 gelblich.

29. X. 1917. *A* (Licht): 1 Blatt gelblich, 4 grün.
B (finster): 5 Blätter gelb.

31. X. 1917. *A* (Licht): 3 Blätter gelblich, 2 grün.
B (finster): 5 Blätter total gelb.

2. XI. 1917. *A* (Licht): 3 Blätter gelb, 2 gelblichgrün.
5. XI. 1917. *B* (finster): 5 Blätter total gelb.
6. XI. 1917. *A* (Licht): 5 Blätter gelb.
B (finster): 5 Blätter gelb.

Aus den beiden Versuchen, die vielfach wiederholt wurden und im wesentlichen stets zu demselben Ergebnis führten, ergibt sich, daß der Lichtabschluß die Vergilbung in hohem Grade begünstigt. Im Versuche 1 waren die Finsterblätter schon nach 10 Tagen total gelb, während dies bei den Lichtblättern erst nach etwa 17 Tagen der Fall war. Im Versuch 2 vergilbten die Blätter im Finstern völlig nach 7 Tagen, im Lichte aber erst nach 15 Tagen.

3.

Ich machte dann, um die Individualität möglichst auszuschließen, im Oktober Versuche mit *Tropaeolum*-Blättern, deren Spreite nicht ganz, sondern nur stellenweise verfinstert wurde. Zu diesem Behufe wurde die Lamina entweder zur Hälfte oder zu einem Drittel ober- und unterseits mit schwarzem, lichtdichtem Papier bedeckt. Es geschah dies sowohl mit Blättern am natürlichen Standorte, die sich an der Mutterpflanze befanden, als auch mit abgeschnittenen Blättern im Gewächshause. Regelmäßig trat die Vergilbung unter dem schwarzen Papier viel früher ein als in dem belichteten Teil und der Unterschied in der Zeit war besonders bei Blättern am natürlichen Standort ein großer. Die Fig. 1 gibt eine deutliche Vorstellung von dem hervorragenden Einflusse des Lichtabschlusses auf die Vergilbung.

Oplismenus undulatus.

A: 3 etwa 15 *cm* lange Sprosse, im Lichte.
B: 3 etwa 15 *cm* lange Sprosse, im Finstern.

Temperatur 13 bis 18, Beginn des Versuches 26. XI.

30. XI. *A*: Alle Blätter grün.
B: 2 Blätter etwas gelblich.
3. XII. *A*: Alle Blätter grün.
B: 4 Blätter gelblich.

5. XII. *A*: Alle Blätter grün.
B: 7 Blätter gelb.

10. XII. *A*: 2 Blätter gelblich.
B: 20 Blätter gelb.

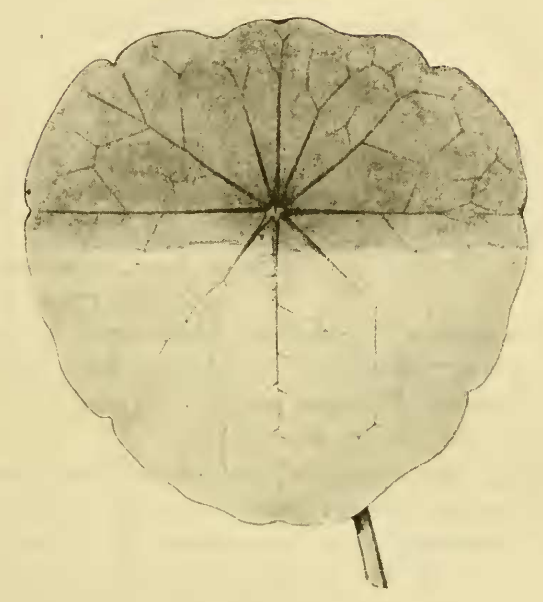


Fig. 1.

Tropaeolum majus. Die untere Hälfte der Blattspreite wurde am 23. X. 1911 mit schwarzem Papier ringsum umhüllt, die obere Hälfte blieb dem Lichte ausgesetzt. Nach 4 Tagen war die verfinsterte Hälfte fast ganz gelb, die belichtete dagegen völlig grün.

Abutilon sp.

A: Sproß mit 15 Blättern im Lichte.
B: Sproß mit 15 Blättern im Finstern.

Temperatur 13 bis 18°, Beginn des Versuches 26. XI.

28. XI. *A*: Alle Blätter grün.
B: Alle Blätter grün.

30. XI. *A*: Alle Blätter grün.
B: 2 Blätter gelblich.

3. XII. *A*: Alle Blätter grün.
B: 4 Blätter gelb.

5. XII. *A*: 1 Blatt gelblich, 14 Blätter grün.
B: 11 Blätter gelblich oder gelb, 4 grün.

Die im Finstern grün gebliebenen Blätter waren ganz jung.

Alle die angeführten, mit drei verschiedenen Pflanzen gemachten Licht- und Dunkelversuche führten zu dem ganz übereinstimmenden Ergebnisse: Der Abschluß von Licht begünstigt in hohem Grade die Vergilbung der Blätter.

Bei *Tropaeolum*, *Oplismenus* und *Abutilon* treten die Störungen, die schließlich zur Vergilbung führen, relativ rasch ein, die genannten Pflanzen eignen sich daher zu solchen Versuchen in besonderem Grade.

Schon aus gärtnerischen Erfahrungen geht hervor, daß nicht alle Pflanzen auf Verdunklung hin so empfindlich mit Vergilbung reagieren wie *Tropaeolum*. Die Gewächse verhalten sich vielmehr in diesem Punkte sehr verschieden. Man weiß, daß man Oleander und Lorbeer über den Winter ziemlich dunkel stellen kann, ohne daß die Blätter — vielleicht abgesehen von den ältesten — gelb werden. Um von der großen Resistenz gegen Verdunklung und dem langen Erhaltenbleiben des Blattgrüns einen Begriff zu geben, teile ich folgenden Versuch mit. Es wurden die in der nachstehenden Tabelle angeführten Pflanzen auf einem Tische in einem ungeheizten Korridor aufgestellt und mit schwarzen Blechzylindern vollständig verfinstert. Zu den Experimenten dienten entweder ganze Pflanzen in Blumentöpfen oder beblätterte Zweige; die letzteren tauchten mit ihrer Basis in Glasgefäße mit Wasser.

Beginn des Versuches am 9. November 1917. Temperatur: 5 bis 13° C.

Name der Pflanze	Versuchsdauer in Tagen	Zahl der vergilbten Blätter	Anmerkung
Abies excelsa	120	0	
» *pectinata*	120	0	
Aloë	120	0	
Araucaria excelsa	120	0	
Aspidistra elatior	120	0	
Aucuba japonica	120	0	
Bergenia cordifolia	21	2	Nach 46 Tagen waren alle Blätter schwärzlich
Buxus sempervirens	120	0	
Cupressus Benthami	120	0	
Echeveria	120	0	Die alten Blätter waren geschrumpft und hellgrün, die jungen waren etioliert und schneeweiß
Echinocactus	120	0	
Helleborus niger	36	—	Nach 36 Tagen waren die Blätter schwarzbraun
Eugenia	120	0	Nach 21 Tagen fallen viele Blätter unvergilbt ab
Hedera helix	120	0	
Laurus nobilis	120	0	
Mahonia Aquifolium	120	0	Nach 36 Tagen fallen viele Blätter grün ab
Ophiopogon	120	0	
Opuntia	120	0	
Picea pungens	120	0	
Rubus fruticosus	8	14	Blätter zum Teil auch vertrocknet
Selaginella	77	—	Die meisten Sprosse tot, braun
Taxus baccata	120	0	
Thuja occidentalis	120	0	
Vinca minor	120	0	

Nach 4 Monaten wurde der Versuch unterbrochen. Er zeigt, wie außerordentlich widerstandsfähig viele Pflanzen gegenüber dauernder, vollständiger Verfinsterung sind, wenn

die Temperatur nicht hoch ist. Ein Blick auf die Tabelle lehrt, daß es fast durchwegs immergrüne Pflanzen mit hartem, lederigem Laub (Tanne, Fichte, *Aspidistra*, *Aucuba*, *Vinca*, *Buxus*) oder ausgesprochene Sukkulenten (*Aloë*, *Echeveria*, *Echinocactus*, *Opuntia*) sind, die schwer vergilben. Weiche, krautige Blätter, die intensiv atmen und stark transpirieren, neigen hingegen im allgemeinen leicht zum Vergilben, werden rasch gelb, besonders schnell die von *Euphorbia splendens*, *Tropaeolum majus*, *Oplismenus undulatus*, *Abutilon*-Arten u. a. Eine geradezu auffallende Empfindlichkeit in dieser Beziehung zeigt *Euphorbia splendens*. Wenn diese Pflanze durch bestimmte äußere Faktoren gestört wird, sei es, daß sie Wassermangel leidet, oder sei es, daß sie in einen Raum mit unreiner Luft (Laboratoriumsluft) gebracht wird, so stellt sich oft schon innerhalb 48 Stunden Vergilbung der Blätter ein.

III. Über den Einfluß der Temperatur auf die Vergilbung.

Meines Wissens liegen darüber keinerlei Versuche in der Literatur vor. Bedenkt man, daß die Vergilbung gewöhnlich im Spätherbst, wenn die Durchschnittstemperatur des Tages schon bedeutend zu sinken beginnt, eintritt, so könnte man auf die Vermutung kommen, daß die herbstliche Vergilbung durch niedere Temperatur begünstigt wird. Dem widerspricht aber die Tatsache, daß sich auch in den Tropen an vielen Bäumen der Rhythmus der Vergilbung geltend macht, wo von einer Abnahme der Temperatur wohl nicht die Rede sein kann. Um darüber ins klare zu kommen, wurden folgende Versuche gemacht.

Tropaeolum majus.

1.

Tropaeolum-Blätter, die für Vergilbungsversuche ein ganz ausgezeichnetes Objekt darstellen, wurden von Freilandpflanzen abgeschnitten, mit ihren Blattstielen in Glasgefäße gegeben und dann bei verschiedenen Temperaturen im Finstern unter Glasglocken aufgestellt. In jedem Glasgefäß befanden sich 5 Blätter.

Sie standen entweder im Experimentierraum des Gewächshauses (Temperatur 14 bis 18°) oder im Freien (Temperatur 3 bis 10°) oder im Thermostaten (Temperatur 27° C.). Beginn des Versuches am 26. X. 1917.

Blätter bei 13 bis 20° C. (*A*).
Blätter bei 27° C. (*B*).

29. X. *A*: Alle Blätter grün.
B: 1 Blatt grün, 2 Blätter gelblich, 2 gelb.

31. X. *A*: 2 Blätter grün, 3 gelblich.
B: Alle Blätter gelb.

2. XI. *A*: 1 Blatt grün, 1 gelblich, 3 gelb.
B: Alle Blätter gelb.

2.

Noch viel auffallender sind die Zeitunterschiede in der Vergilbung der *Tropaeolum*-Blätter, wenn die Temperatur noch mehr differiert. Beginn des Versuches am 29. X. 1917.

A (Temperatur 5 bis 10° C.).
B (Temperatur 27° C.).

31. X. *A*: Alle Blätter grün.
B: 2 Blätter grün, 3 gelblich.

2. XI. *A*: Alle Blätter grün.
B: Alle Blätter gelb.

3. XI. *A*: Alle Blätter grün.
B: Alle Blätter gelb.

5. XI. *A*: Alle Blätter grün.
B: Alle Blätter gelb.

7. XI. *A*: 1 Blatt gelb, 2 Blätter gelblich, 2 grün.
B: Alle Blätter gelb.

9. XI. *A*: 4 Blätter gelb, die Adern grün, 1 grün.
B: Alle Blätter gelb.

Der gleiche Versuch wie vorher. Temperatur 29°. Beginn 7. XI. 1917.

9. XI. *A*: Alle Blätter grün.
B: 2 Blätter gelblich, 3 grün.

10. XI. *A*: Alle Blätter grün.
B: 2 Blätter gelb, 3 gelblich.

12. XI. *A*: Alle Blätter grün.
B: Alle Blätter gelb.

13. XI. *A*: Alle Blätter grün.
B: Alle Blätter gelb.

17. XI. *A*: 2 Blätter gelblich, 3 grün.
B: Alle Blätter gelb.

19. XI. *A*: 3 Blätter gelblich, 2 grün.
B: Alle Blätter gelb.

3.

Bei den vorhergehenden Temperaturversuchen befanden sich die Pflanzen stets im Finstern. Es wäre aber möglich, daß sich der Einfluß der Temperatur auf das Gelbwerden der Blätter nur bei Abschluß von Licht geltend macht und daß vielleicht im Lichte andere Verhältnisse obwalten. Daher wurden auch Versuche mit *Tropaeolum* in ganz derselben Weise wie vorher im Lichte durchgeführt. Anstatt der abgeschnittenen Blätter wurden beblätterte Zweige verwendet. Beginn 14. XI. 1907.

A: Zweig mit 20 Blättern, Temperatur 14 bis 20° C.
B: Zweig mit 20 Blättern, Temperatur 3 bis 8° C.

16. XI. *A*: 2 Blätter gelblich.
B: Alle Blätter grün.

17. XI. *A*: 4 Blätter gelb, 4 gelblich.
B: Alle Blätter grün.

19. XI. *A*: 13 Blätter gelb, 2 gelblich.
B: Alle Blätter grün.

20. XI. *A*: 17 Blätter gelb.
B: Alle Blätter grün.

21. XI. *A*: 18 Blätter gelb.
B: Alle Blätter grün.

26. XI. *A*: Alle Blätter gelb.
B: 3 Blätter gelblich, 15 grün.

30. XI. *A*: Alle Blätter gelb.
B: 4 Blätter gelblich, 14 grün.

Der Versuch wurde beendigt. Er lehrt auf das Deutlichste, daß höhere Temperatur auch dann die Vergilbung begünstigt, wenn die Blätter sich am Lichte befinden.

Euphorbia splendens.

Die Blätter dieser Pflanze vergilben bei plötzlich geänderten Lebensbedingungen außerordentlich leicht und rasch. Für jeden Versuch dienten je zwei beblätterte Zweige. Beginn des Versuches 12. XI. 1917.

A: Blätter bei 3 bis 7° C.
B: Blätter bei 27° C.

13. XI. *A*: Blätter alle grün.
B: 3 Blätter gelblich, 3 grün.

14. XI. *A*: Blätter alle grün.
B: 4 Blätter gelb, 2 gelblich.

15. XI. *A*: Blätter alle grün.
B: Blätter alle gelb.

19. XI. *A*: Blätter alle grün.
B: Blätter alle gelb.

26. XI. *A*: Blätter alle grün.
B: Blätter alle gelb und vertrocknet.

4. XII. *A*: Blätter alle grün.
B: Blätter alle gelb und vertrocknet.

Abutilon striatum.

Für Vergilbungsversuche gleichfalls sehr geeignete Pflanzen sind *Abutilon striatum* und andere nicht panaschierte *Abutilon*-Arten. Ältere Blätter vergilben unter günstigen Umständen schon nach wenigen Tagen. Auffallend ist, wie rasch abgeschnittene beblätterte Zweige, mit der Basis ins Wasser

eingestellt, welken; wahrscheinlich infolge der Verstopfung der angeschnittenen Holzgefäße mit Schleim. Will man sie frisch erhalten, so muß man für sehr feuchte Luft sorgen und daher die Pflanzen mit Glasstürzen bedecken und mit Wasser absperren. Der Versuch verlief im Finstern und begann am 26. XI. 1917.

A: 6 Blätter bei einer Temperatur 3 bis 7°.
B: 6 Blätter bei einer Temperatur 26°.

28. XI. *A*: Alle Blätter grün.
B: 5 Blätter gelblich, 1 grün.

30. XI. *A*: Alle Blätter grün.
B: 5 Blätter gelb, 1 grün.

3. XII. *A*: Alle Blätter grün.
B: 6 Blätter gelb und absterbend.

Oplismenus undulatus.

Die Blätter der bekannten, in Gewächshäusern so häufig kultivierten Graminee *Oplismenus undulatus* leisteten mir für meine Versuche gute Dienste. Ich verwendete 20 *cm* lange, beblätterte Sprosse. Der Versuch verlief im Finstern und begann am 26. XI. 1917.

A: 3 Sprosse mit insgesamt 23 Blättern, Temperatur 3 bis 8°.
B: 3 Sprosse mit insgesamt 23 Blättern, Temperatur 26°.

30. XI. *A*: Alle Blätter grün.
B: 2 Blätter gelblich.

3. XI. *A*: Alle Blätter grün.
B: 12 Blätter gelb.

5. XI. *A*: Alle Blätter grün.
B: 17 Blätter gelb.

So führen denn alle Versuche über den Einfluß der Temperatur auf die Vergilbung zu dem übereinstimmenden Resultat, daß höhere Temperatur die Vergilbung in hohem Grade beschleunigt. Es zeigt sich dies besonders

bei Experimenten mit weit auseinanderliegenden Temperaturdifferenzen. So wirkt eine Temperatur von etwa 27°, verglichen mit einer von 5 bis 10°, außerordentlich vergilbungfördernd. Daher muß die Ansicht, daß die herbstliche Vergilbung der Gewächse unter anderem auf das Sinken der Temperatur im Herbste zurückzuführen sei, wohl aufgegeben werden. Unter sonst gleichen Umständen hält niedere Temperatur vielmehr das Gelbwerden der Blätter auf.

IV. Über die Notwendigkeit des Sauerstoffes für die Vergilbung.

Bei meinen Versuchen über Vergilbung mit Zweigen, die mit ihrer Basis im Wasser standen, habe ich zu wiederholten Malen bemerkt, daß Blätter, die zufällig teilweise ins Wasser tauchten, nur so weit vergilbten, als sie noch in Luft waren. Der untergetauchte Teil blieb grün. Über diese Erscheinung wurden von mir zahlreiche Versuche gemacht. Entweder derart, daß man frisch abgeschnittene Blätter so in ein Gefäß mit Wasser tauchte, daß sich die eine Hälfte im Wasser und die andere in Luft befand. Oder es wurde ein Blatt halbiert, je eine Blatthälfte in eine Eprouvette gebracht und die beiden Proberöhrchen dann so über Wasser aufgestellt, daß die eine (*A*) ganz und die andere (*B*) nur so weit mit Luft erfüllt war, daß gerade nur das Blatt von Luft umgeben war. *A* enthielt also wenig Luft und *B* sehr viel, zumal *B* absichtlich jeden Tag noch überdies gelüftet wurde. Die Luftmenge in *A* wurde durch Ausprobieren so gewählt, daß das Blattstück für die Atmung gerade nur so weit mit Sauerstoff versehen war, daß es innerhalb der Zeit, in der gewöhnlich Vergilbung eintrat, am Leben blieb.

Ich versuchte, bevor ich auf diese Versuchsanstellung kam, die Blätter in Eudiometerröhren mit Sauerstoff oder mit Wasserstoff zu prüfen, ich mußte aber von dieser Versuchsanstellung absehen, da viele Blätter infolge intramolekularer Atmung und Sauerstoffentzug zu früh absterben, nämlich schon zu einer Zeit, nach welcher selbst in gewöhnlicher Luft Vergilbung noch nicht eintritt.

1.

Fünf *Tilia parvifolia*-Blätter, frisch gepflückt, wurden Mitte Oktober zu einem Drittel in Wasser getaucht, die übrigen zwei Drittel ragten in Luft. Das Wasser wurde jeden zweiten Tag gewechselt, um Fäulnis zu verhindern. Die Versuche standen im Finstern bei einer Temperatur von 15 bis

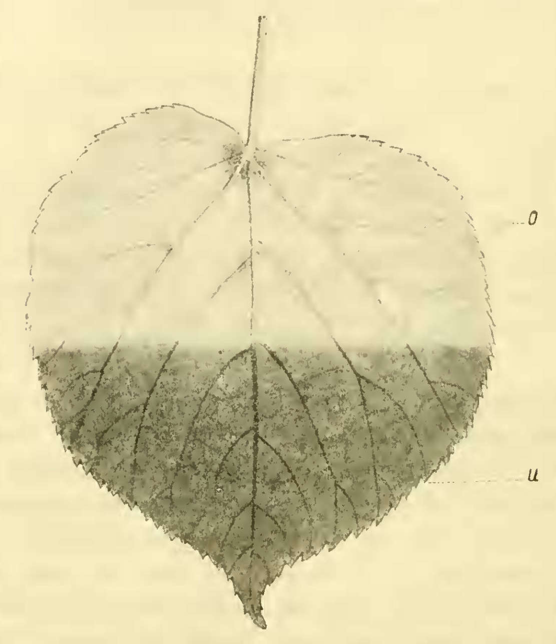


Fig. 2.

Blatt von *Tilia parvifolia*. Notwendigkeit des Sauerstoffes für die Vergilbung. Das Blatt befand sich 4 Tage bei 20° C. mit seiner unteren Hälfte (Blattspitze) *u* in Wasser, mit seiner oberen *o* in Luft. Nur diese Hälfte vergilbte, jene aber nicht. Nat. Größe.

20° C. Nach 4 Tagen waren die Blätter, soweit in Luft ragend, gelb, soweit in Wasser tauchend, grün (Fig. 2). Die Grenze zwischen Gelb und Grün war gewöhnlich sehr scharf. Obwohl das Wasser sicherlich etwas Sauerstoff absorbiert enthielt, war er doch für das Vergilben unzureichend, ein Beweis, daß für die Vergilbung ziemlich viel Sauerstoff notwendig ist.

2.

Derselbe Versuch wurde zur selben Zeit mit Blättern von *Tropaeolum majus* gemacht, jedoch bei etwas höherer Temperatur (26° C.). Auch hier vergilbten die Blätter nach etwa 4 bis 5 Tagen, aber nur soweit sie in Luft waren, der untergetauchte Teil blieb grün. Das Resultat ist hier noch auffallender, weil die Blätter der indianischen Kapuzinerkresse nicht benetzbar sind und zwischen dem untergetauchten Blatt und dem Wasser eine dünne Luftschicht haften bleibt, die einen kleinen Sauerstoffvorrat für das Blatt abgibt. Trotzdem gerät es in Sauerstoffnot und vermag nicht zu vergilben.

Am Ende des Versuches 1 und 2 konnte festgestellt werden, daß der grün gebliebene Teil des Blattes noch am Leben war, daß sich also nicht vielleicht das Chlorophyll deshalb erhielt, weil dieser Blatteil abstarb.

Die folgenden Versuche wurden in der bereits angegebenen Weise in Eprouvetten gemacht.

Tropaeolum majus. Beginn des Versuches am 29. X.

2. XI. *A*: Blatthälfte mit wenig Luft grün.
B: Blatthälfte mit viel Luft gelblich.

3. XI. *A*: Blatthälfte mit wenig Luft grün.
B: Blatthälfte mit viel Luft gelb.

Nach Beendigung des Versuches waren beide Blatthälften noch lebend.

Der Versuch wurde mit *Tropaeolum* oft wiederholt und auch mit *Abutilon* sp. und *Tilia parvifolia* mit im wesentlichen gleichem Erfolg durchgeführt.

Der Sauerstoff ist also für das Zustandekommen der Vergilbung notwendig: ohne freien Sauerstoff keine Vergilbung.

Ob der Sauerstoff für die Zerstörung des Chlorophylls direkt notwendig ist oder der Vergilbungsprozeß bei Sauerstoffabschluß unterbleibt, weil die normale Atmung unterbunden ist und die Vergilbung mit der normalen Atmung irgendwie verknüpft ist, bleibt vorläufig fraglich.

V. Das Vergilben als Alterserscheinung.

Unter normalen Verhältnissen stellt sich die Vergilbung erst in einem gewissen Alter des Blattes ein. Altersunterschiede von wenigen Tagen können sich beim Eintreten der Vergilbung geltend machen. An einem Zweige tritt die Gelbfärbung des Laubes gewöhnlich in akropetaler Reihenfolge ein: die untersten Blätter des Zweiges vergilben zuerst, dann folgen die mittleren und endlich die an der Spitze, die jüngsten. Obwohl die Blätter im Frühjahr innerhalb 2 bis 3 Wochen nacheinander am Zweige entstehen, sich also nur durch geringe Lebensdauerunterschiede auszeichnen, tritt doch die Vergilbung in vielen Fällen streng nach der Altersfolge ein.

Bäume, die im Frühjahr aus irgendwelchem Grunde um einige Tage früher austreiben als andere derselben Art, zeigen auch um einige Tage die Vergilbung früher. Gehölze, deren starke Äste vor dem Austreiben tief hinab gestutzt wurden und sich daher später belaubten, behalten die Blätter, weil sie jünger sind, im Herbste länger grün. Bäume, die infolge von Sommerdürre ihr Laub früher abwerfen und im Spätsommer nochmals austreiben, bleiben bis spät in den Herbst hinein grün. Obwohl diese jungen Blätter unter Bedingungen stehen, die die Vergilbung begünstigen, vergilben sie nicht und werden nicht selten in noch grünem Zustande von starken Herbstfrösten vernichtet. Dies alles zeigt deutlich, daß wenigstens unter normalen Verhältnissen der Eintritt der Gelbfärbung in der Regel an ein gewisses Alter des Blattes gebunden ist. Das Vergilben ist also eine Alterserscheinung. Damit soll aber nicht gesagt sein, daß die Gelbfärbung nicht auch schon bei jungen Blättern unter künstlichen Bedingungen hervorgerufen werden kann. Sowie man durch Hemmung der Transpiration, durch Lichtmangel oder durch Tabakrauch schon im Frühjahr Laubfall hervorrufen kann, also schon zu einer Zeit, da noch gar keine Neigung zum Abwerfen des Laubes besteht, so kann man auch die Vergilbung noch junger, nicht ausgewachsener Blätter durch Schaffung bestimmter äußerer Bedingungen herbeiführen. Ausgezeichnet gelingt dies, wofern man noch

nicht ausgewachsene, grüne *Tropaeolum*-Blätter im Finstern bei höherer Temperatur (27 bis 30°) beläßt. Oder wenn man eingetopfte *Tropaeolum*-Pflanzen so wenig begießt, daß sie längere Zeit in schwach welkem Zustande oder durch Einpflanzen in sehr magerer Erde im Hungerzustande erhalten werden. Unter solchen Umständen können schon recht junge Blätter frühzeitig zur Vergilbung gebracht werden. Aber auch hier tritt die Vergilbung um so schwieriger ein, je jünger das Blatt ist.

Wenn die Vergilbung eine Alterserscheinung ist und sie trotz der Jugend des Blattes durch äußere Mittel erzwungen werden kann, so ergibt sich daraus, daß man durch gewisse äußere Bedingungen, z. B. durch kombinierte Wirkung von Lichtabschluß und hoher Temperatur oder durch mangelhafte Ernährung oder Hunger, die Blätter zum frühen Altern bringen kann. Wenn das richtig ist, so sollte man meinen, daß man durch eine entgegengesetzte Behandlung, z. B. durch vorzügliche Ernährung, das Leben des Blattes verlängern und das Symptom des Alterns, die Vergilbung, länger hinausschieben kann. Dies gelingt auch tatsächlich, wie ich mich an Blattstecklingen[1] von *Piper macrophyllum, Strobilanthes Dyerianus, Hedera helix, Aucuba japonica, Evonymus japonica* u. a. überzeugen konnte. Derartige Blätter assimilieren kräftig, häufen Assimilate, da sie sie nur zum Teil für die Ernährung der Wurzel aufbrauchen, an und versetzen sich dadurch in einen ausgezeichneten Ernährungszustand. Die Folge davon ist, daß solche Blätter dicker und größer[1] werden und ihre Lebensdauer beträchtlich verlängern,[2] mitunter zwei- bis dreimal so alt werden als Blätter, die am Mutterstocke verbleiben. Durch bessere Ernährung kann demnach das so auffallende Symptom des Alterns, die Vergilbung, für lange Zeit hinausgeschoben werden.

---

[1] Molisch H., Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. Jena 1916, p. 208.

[2] Lindemuth H., Über Größerwerden isolierter, ausgewachsener Blätter nach ihrer Bewurzelung. Ber. d. Deutsch. botan. Ges., 1904, Bd. 22.

VI. Mikroskopische Beobachtungen über die Vergilbung.

Obwohl über die in der Zelle sichtbaren mikroskopischen Vorgänge Beobachtungen von verschiedenen Forschern[1] angestellt worden sind, bleibt noch vieles aufzuklären, richtigzustellen und zu ergänzen.

1. Auftreten öliger Tropfen. Mit dem Verschwinden des Chlorophyllfarbstoffes geht Hand in Hand eine Desorganisation der Chromatophoren. An Stelle dieser bleiben in der Regel gelbe Tröpfchen, seltener ein großer Tropfen übrig. Mit diesen hat sich in letzter Zeit Rywosch[2] beschäftigt. Er bekämpft zunächst die ziemlich verbreitete Meinung, derzufolge das in den chlorophyllhaltigen Zellen so vielfach verbreitete Öl ein Reservestoff wäre. Er führt als einen der Gründe für seine Überzeugung die Tatsache an, daß die Zahl der Tropfen in vergilbenden Blättern vermehrt wird. Würde das Öl hier einen Reservestoff darstellen, so wäre eine Vermehrung in abfallenden, gelbwerdenden Blättern nicht verständlich. Daß es sich im vergilbenden Laub nicht um einen Reservestoff handelt, wird man wohl zugeben müssen, auch die schon in grünem Laub in und neben den Chlorophyllkörnern vorhandenen öligen Tropfen werden wohl kaum Reservestoff sein, doch bleibt es dahingestellt, ob dies in allen Fällen zutrifft. Rywosch hat auch die Frage untersucht, ob es sich in den ölartig aussehenden Tropfen der grünen und vergilbten Blätter um ein fettes oder ätherisches Öl handle, und kommt zu dem Schlusse: »Infolge dieser Reaktionen halte ich die Natur dieses Öles für noch nicht geklärt. Allein es für ein fettes Öl zu halten, kann ich mich nicht entschließen.« ... »Ich glaube, wir tun am besten, wenn wir die Tropfen nur Öltropfen nennen, analog den Öltropfen in den Chromatophoren« (p. 200).

[1] Die Literatur bei Czapek F., Biochemie der Pflanzen, 2. Aufl., I. Bd., p. 581.

[2] Rywosch S., Einiges über ein in den grünen Zellen vorkommendes Öl und seine Beziehung zur Herbstfärbung des Laubes. Ber. d. Deutsch. botan. Ges., Bd. XV, 1897, p. 195.

In meiner Mikrochemie,[1] wo die einschlägige Literatur angeführt ist, habe ich einen ähnlichen Standpunkt eingenommen und die hierhergehörigen Tropfen, ebenso wie A. F. W. Schimper, mit dem Worte Öltropfen bezeichnet, ohne über die Natur, ob Fett oder ätherisches Öl, etwas Bestimmtes aussagen zu wollen.

In neuester Zeit hat A. Meyer[2] sich speziell mit den öligen Tropfen beschäftigt und seine Beobachtungen dahin zusammengefaßt, daß die Öltropfen bestimmt nicht aus fettem Öl bestehen. Er faßt sie als ein Sekret auf, das schon in ganz jungen Chloroplasten auftritt und sich mit ihrem Alter mehrt. Da er in etiolierten Blättern von *Tropaeolum majus* selbst bei stärkster Vergrößerung keine Tröpfchen findet, wohl aber nach begonnener Kohlensäureassimilation im Lichte, und zwar um so größere Mengen, je länger die Belichtung gedauert hat, so nimmt er eine Abhängigkeit der Bildung dieser öligen Tropfen von der Kohlensäureassimilation an und bezeichnet sie direkt als »Assimilationssekret«. Wenn auch vorläufig ein abschließendes Urteil über Meyer's Ansicht nicht abgegeben werden kann, da seine ausführliche Arbeit noch aussteht, so geht aus ihr doch schon so viel hervor, daß diejenigen, die die besprochenen Tröpfchen nicht ohne weiteres als Fett erklärt haben, Recht behalten.

Bei Abschluß dieser Abhandlung erschien eine neue Arbeit von A. Meyer,[3] in der er der Erforschung der Chemie des Assimilationssekretes näherzutreten versucht und zu dem Schlusse kommt, daß das Assimilationssekret unter anderem wahrscheinlich aus α,β-Hexylenaldehyd bestehen dürfte.

2. Veränderung des Carotins. Die Vergilbung des Blattes beginnt mit dem Verschwinden des Chlorophylls oder, genauer gesagt, mit dem Verschwinden des Chlorophylls *a*

---

1 Molisch H., Mikrochemie der Pflanze, Jena 1913, p. 343.

2 Meyer A., Das während des Assimilationsprozesses in den Chloroplasten entstehende Sekret. Ber. d. Deutschen botan. Ges., Bd. XXXV, Jg. 1917, p. 586.

3 Meyer Arthur, Die chemische Zusammensetzung des Assimilationssekretes. Ber. d. Deutschen botan. Ges., 35. Bd., Jg. 1918, p. 674.

und *b* einzusetzen. Ist das Chlorophyll vollends umgewandelt, dann erscheint das Blatt, vorausgesetzt, daß es kein Anthokyan enthält, gewöhnlich gelb. Es entsteht nun die Frage: Ist der gelbe Farbstoff des vergilbten Blattes identisch mit dem Carotin und Xanthophyll des grünen Blattes oder haben diese beiden Farbstoffe eine Wandlung erfahren? Diese Frage wurde von Tswett[1] dahin beantwortet, daß in der Mehrzahl der Fälle der größte Teil des Farbstoffes im vergilbten Blatte — von ihm als Herbstxanthophyll bezeichnet — eine Neubildung darstellt. Stahl[2] hingegen nimmt an, daß das der Hauptmasse nach aus Carotin bestehende Chlorophyllgelb im Blatte zurückbleibt. Es schien mir wünschenswert, die angedeutete Frage noch auf einem anderen Wege, als es Tswett getan hat, einer neuen ergänzenden Prüfung, und zwar mit meiner Kalimethode,[3] zu unterziehen. Wie ich seinerzeit zeigen konnte, gelingt es, Carotine in Zellen grüner Blätter dadurch nachzuweisen, daß man sie selbst oder Stücke davon in 40prozentigen (Vol.) Alkohol, der 20 % (Gewicht) Kaliumhydroxyd gelöst enthält, einlegt und darin mehrere Tage beläßt, bis alles Chlorophyll ausgezogen ist. Unter diesen Verhältnissen wird das Chlorophyll aus dem Blatte entfernt, das Carotin mit dem Xanthophyll aber bleibt im Blatte zurück und dieses erscheint daher gelb gefärbt. Bei vielen Blättern findet sich dann das Carotin großenteils nicht mehr gelöst, sondern in Form deutlicher gelber oder orangeroter Krystalle, die auf ihre Carotinnatur durch verschiedene Reaktionen[4] geprüft werden können.

Unterwirft man nun vergilbte und grüne Blätter ein- und desselben Zweiges der erwähnten Kalimethode, so findet man nachher in den grün gewesenen Blättern das Carotin massenhaft sehr schön krystallisiert vor, während die vergilbten Blätter nur wenige oder gar keine Carotinkrystalle,

[1] Tswett M., Über das Pigment des herbstlich vergilbten Laubes. Ber. d. Deutsch. botan. Ges., 26. Jg., 1908, p. 94.

[2] Stahl E., Zur Biologie des Chlorophylls etc. Jena 1909, p. 133.

[3] Molisch H., Die Krystallisation und der Nachweis des Xanthophylls (Carotins) im Blatte. Ber. d. Deutsch. botan. Ges., Bd. 14, Jg. 1896.

[4] Molisch H., Mikrochemie der Pflanze. Jena 1913, p. 226.

wohl aber gelbe Tropfen enthalten. Zu diesen Versuchen muß man Blätter verwenden, die, der Kaliprobe in grünem Zustande unterworfen, das Carotin auskrystallisieren lassen, denn es gibt auch Blätter, die mit der Kaliprobe keine Carotinkrystalle, sondern nur gelbe Tropfen oder Ballen geben. Sehr schön gelingen die erwähnten Versuche mit *Tropaeolum majus*, *Euphorbia splendens* und anderen.

Der Unterschied zwischen den grünen und vergilbten Blättern ist nach der Kaliprobe höchst auffallend: in den grünen Blättern massenhaft Carotinkrystalle und in den vergilbten massenhaft gelbe ölige Kugeln. Auf den ersten Blick sieht man, daß sich die Menge des Öls bei der Vergilbung vermehrt hat.

Dazu kommt, daß die nicht vergilbten Blätter die Carotinreaktionen in sehr intensiver, die vergilbten aber in viel schwächerer Weise geben.

Diese meine Beobachtungen sprechen auffallend zugunsten der Ansicht von Tswett, derzufolge der gelbe Farbstoff vergilbter Blätter großenteils nicht mehr identisch ist mit dem des grünen Blattes.

Schließlich sei noch erwähnt, daß grüne und vergilbte Blätter nach Ausführung der Kaliprobe auch schon makroskopisch einen verschiedenen gelben Farbenton aufweisen, denn die grünen erscheinen gewöhnlich viel satter als die vergilbten.

Es ist bereits von Stahl[1] und Tswett hervorgehoben worden, daß die Blätter mancher Pflanzen, wenn sie im Herbst ihr Chlorophyll einbüßen, nicht gelb, sondern weißlich oder weiß werden. Stahl hat dies bei einigen Umbelliferen (*Anthriscus silvestris*, *Aegopodium Podagraria* und *Pimpinella magna*), ferner bei *Viburnum opulus*, *Lonicera xylosteum*, *Acer dasycarpum*, *Evonymus verrucosa*, *Orixa japonica*, *Lilium martagon* und *Listera ovata* beobachtet.

Ich selbst konnte ein solches Weißlichwerden der Blätter bei *Sambucus nigra*, *Plectranthus fruticosus* und *Drosera spatulata* feststellen.

[1] Stahl E., l. c., p. 133.

Diese auffallende Erscheinung könnte in zweierlei Weise zustande kommen: 1. Man könnte zunächst daran denken, daß diese Blätter schon in noch grünem Zustande überhaupt keinen oder nur Spuren von gelbem Farbstoff enthalten und daß das Blatt demgemäß nach dem Verschwinden des Blattgrüns weiß erscheinen muß. Bei der allgemeinen Verbreitung des Carotins im Chlorophyllkorn hatte diese Deutung nicht viel Wahrscheinlichkeit für sich und in der Tat kann man sich auch leicht durch den Ausschüttelungsversuch mit Benzin von der Anwesenheit des gelben Pigmentes in den Rohchlorophyllösungen der genannten Blätter überzeugen. 2. Das Carotin und Xanthophyll des Blattes erleidet zur Zeit, wenn das Blatt sich zum Abfallen rüstet, eine so weitgehende Umwandlung, daß die daraus hervorgehende Substanz überhaupt nicht mehr gelb, sondern farblos ist. Da die unter 1 angeführte Annahme aus dem dargelegten Grunde aufzugeben ist, bleibt nur die Annahme 2 übrig.

Die mikroskopische Untersuchung derartiger weiß gewordener Blätter zeigt gleichfalls das völlige oder nahezu völlige Verschwinden des gelben Farbstoffes und daher erscheinen vorhandene Ölkugeln nicht wie in gelben Blättern gelb, sondern farblos. Es wäre möglich, daß es sich hier um ein durch Oxydation hervorgerufenes Ausbleichen des gelben Farbstoffes handelt, weil nach Willstätter[1] das Carotin und sein Oxyd, das Xanthophyll, begierig Sauerstoff aufnehmen und dabei ihre gelbe Farbe einbüßen.

3. Verschwinden der Chromatophoren und ihres Eiweißes. In der Literatur wird häufig hervorgehoben, daß die Chlorophyllkörner bei der Vergilbung eine Desorganisation erleiden. Dies ist richtig, es muß aber hinzugefügt werden daß die Zerstörung der Chlorophyllkörner sogar häufig mit einem völligen Verschwinden der Chromatophoren und ihrer plasmatischen Grundlage verbunden sein kann. Ich konnte dies in ausgezeichneter Weise beobachten, als ich den Versuch machte, die gebräuchlichsten Eiweißreaktionen makroskopisch auf Pflanzen anzuwenden und vergleichend grüne

[1] Willstätter R., Liebig's Ann., 355, p. 11.

und völlig vergilbte Blätter von *Tropaeolum majus* auf ihren Eiweißgehalt zu prüfen.[1] Wird z. B. ein normales und ein vergilbtes Blatt von *Tropaeolum* der Eiweißprobe in der von mir am angegebenen Orte geschilderten Weise unterworfen, so zeigt das nicht vergilbte Blatt die Eiweißreaktion sehr deutlich, das vergilbte aber gar nicht oder ganz schwach. Dies wird hauptsächlich durch das Verschwinden des Stromas der Chlorophyllkörner verursacht, wovon man sich leicht überzeugen kann, wofern man das vergilbte Blatt durch warmen Alkohol von den gelben Farbstoffen befreit und dann mikroskopisch betrachtet. Von den Chloroplasten ist keine oder fast keine Spur mehr zu sehen. Die Zellen des Mesophylls enthalten nur einen dünnen Plasmaschlauch, einen Kern und reichlich Zellsaft. Dasselbe beobachtete ich auch an anderen vergilbten Blättern, z. B. von *Coelogyne flaccida*.

Merkwürdigerweise verschwinden die Chromatophoren auch in *Tropaeolum*-Blättern, die in grünem Zustande am oberen Ende des Blattstiels abgeschnitten und auf Wasser gelegt oder in dunstgesättigtem Raum aufgehängt werden. »Solche Blätter vergilben nach und nach, im Finstern rascher als im Lichte, denn Abschluß von Licht begünstigt die Vergilbung. Aber obwohl sie vom Mutterstock losgelöst sind, bieten die vergilbten Zellen im Mikroskop denselben Anblick wie am Stock vergilbte und doch war in den abgeschnittenen Blättern eine Auswanderung nicht möglich. Daraus muß man schließen, daß die plasmatische Grundlage der Farbstoffträger in andere lösliche Stoffe umgewandelt worden sein mußte, auch wenn die Möglichkeit einer Ableitung der Abbauprodukte nicht gegeben ist oder diese nur bis in die Umgebung des Blattstielansatzes wandern konnten. Ich zweifle aber nicht, daß bei an der Kulturpflanze vergilbenden Blättern die Umwandlungsprodukte wirklich auswandern und von der Pflanze weiter verwertet wurden.«[2]

---

[1] Molisch H., Die Eiweißproben, makroskopisch angewendet auf Pflanzen. Zeitschr. f. Bot., 1916, p. 124.

[2] Molisch H., l. c., p. 128—130.

Nach den analytischen Untersuchungen von Swart[1] und anderen findet in vergilbenden Blättern eine Abnahme von Stickstoff, Phosphor und Kali bis auf die Hälfte und mehr statt. Dies steht bezüglich des Stickstoffes in vollständiger Übereinstimmung mit meinen Beobachtungen über das Ausbleiben oder das schwächere Auftreten der Eiweißreaktion in vergilbten Blättern.

Da der Chlorophyllfarbstoff stickstoffhaltig ist, so war es von vornherein nicht unwahrscheinlich, daß auch der Stickstoff des Chlorophylls nicht dem abfallenden vergilbten Blatte überlassen bleibt, sondern vor dem Laubfall in die ausdauernden Organe einwandert. A priori wäre es möglich, daß der grüne Farbstoff als solcher ausgeführt oder daß er zerstört wird und seine Umwandlungsprodukte entweder im Blatte verbleiben oder auswandern. Die erste Annahme, das Chlorophyll trete als solches aus, welche seinerzeit Sachs[2] verteidigte, hat an und für sich keine Wahrscheinlichkeit für sich, widerspricht den Erfahrungen und wurde mit Recht von Mer,[3] Stahl und Swart aus guten Gründen abgelehnt. Aus verschiedenen Umständen glaubt Stahl[4] den Schluß ziehen zu dürfen, daß das bei der Vergilbung umgewandelte Chlorophyll, beziehungsweise seine Abbauprodukte auswandern. Die Gründe, auf die sich Stahl hauptsächlich stützt, sind folgende: 1. Die grüne Farbe bleibt bei der Vergilbung des Blattes längs der stärkeren Blattrippen am längsten erhalten. 2. Vor dem Vergilben vom Tragsproß abgelöste Blätter vergilben langsamer als gleichaltrige, am Sprosse befindliche. Auch mit dem Korkbohrer ausgestanzte Stücke verschiedener Blätter (*Philadelphus*, *Ulmus*, *Betula*) widerstehen der Vergilbung viel länger als das Mutterblatt. Auch wenn im Blatt von *Aesculus*, *Ginkgo* oder *Robinia* Einschnitte gemacht wurden, sei es, daß mit einem Messerchen vom Rande aus mehr oder weniger tiefgehende Einschnitte in die Spreite gemacht oder sei es,

---

[1] Swart N., Die Stoffwanderung in ablebenden Blättern. Jena 1914, p. 68.

[2] Sachs J., Beitr. zur Physiologie des Chlorophylls. Flora, 1863, p. 201.

[3] Mer E., La glycogenèse dans le règne végétal. Bulletin de la société botanique de France, 1873, tome XX.

[4] Stahl E., l. c.

daß die Mittelrippen durchschnitten wurden, erschien der Verfärbungsprozeß oberhalb der Einschnitte in hohem Grade gehemmt, wie aus den von Stahl beigegebenen Figuren deutlich hervorgeht. Daher folgert Stahl: »Die Mehrzahl der mitgeteilten Beobachtungen spricht entschieden für eine Auswanderung des grünen Farbstoffes aus den dem Absterben entgegengehenden Blättern.«[1]

Auf den ersten Blick erscheinen die Gründe, die der genannte Forscher für seine Ansichten anführt, außerordentlich bestechend, aber bei näherer Betrachtung halte ich sie nicht für überzeugend.

Was zunächst die Erscheinung anlangt, daß bei der Vergilbung das stärkere Blattgeäder noch grün bleibt, während das Übrige des Blattes schon gelb ist, so kann das nicht zugunsten der Auswanderung des Chlorophyllfarbstoffes gedeutet werden. Es dürfte dies nur geschehen, wenn das Chlorophyll als solches, also in grüner Farbe, dem Blattgrunde zuströmen und sich in der Nähe des Mittelnervs und seiner stärkeren Auszweigungen stauen würde. Wenn hingegen die farblosen Umwandlungsprodukte wandern würden, was ja möglich wäre, so würde dies das Längergrünbleiben in der Umgebung der stärkeren Blattnervatur durchaus nicht erklären, auch dann nicht, wenn sie sich hier stauen würden. Das längere Grünbleiben in der Nähe des Mittelnervs und der ausgestanzten, kreisrunden Stücke sowie der oberhalb der Einschnitte gelegenen Blatteile könnte meiner Meinung nach auch in anderer Weise, nämlich durch die bessere Ernährung, erklärt werden. In einem Blatte, gleichgültig ob grün oder vergilbend, wandern Kohlenhydrate und Eiweiß aus; wird die Bahn durch Schnitte unterbrochen, wie in Stahl's Versuchen, so findet, ebenso wie bei einem intakten Blatt, in der Nähe der Hauptnerven, oberhalb des Schnittes, eine Stauung der rückwandernden Stoffe statt. Dies begünstigt die Ernährung der betreffenden, grünbleibenden Zellen und diese Überernährung erhält die chlorophyllhaltigen Zellen länger in normalem Zustand und verzögert das Gelbwerden.

[1] Stahl E., l. c., p. 139.

Ähnliches dürfte auch in jenen Fällen obwalten, wo bei manchen Blättern einzelne, oft scharf umgrenzte Stellen, die von Insektenmaden oder Pilzen besiedelt sind, sich noch grün erhalten, wenn der übrige Teil des Blattes schon längst vergilbt ist. Bei Ahorn- und Pappelblättern ist das im Herbst eine oft zu beobachtende Erscheinung.[1]

Stahl's Experimente mit angeschnittenen Blättern, die oberhalb der Schnitte länger grün bleiben, erinnern in gewisser Beziehung an meine Versuche über die Förderung der Anthokyanbildung infolge von Stauung der Assimilate, sei es, daß man die Sprosse ringelt oder sei es, daß man den Hauptnerv des Blattes quer durchschneidet.[2] Sowie hier die Stauung der rückwandernden Stoffe in den oberhalb der Wundstelle gelegenen Teilen des Blattes oder Sprosses eine vermehrte Anthokyanbildung zur Folge hat, so könnte in den analogen Experimenten Stahl's auch das längere Grünbleiben des Chlorophylls auf eine Anhäufung der Assimilate und eine dadurch hervorgerufene bessere Ernährung der grünen Zellen zurückgeführt werden.

Es liegt mir fern, die Möglichkeit einer Auswanderung der Abbauprodukte des Chlorophylls aus einem vergilbenden Blatte überhaupt zu bestreiten, sondern ich will mit meinen Einwendungen nur darauf hinweisen, daß Stahl's Schlußfolgerung nicht zwingend ist. Es soll auch nicht verschwiegen werden, daß mir Stahl's Versuche mit *Robinia* und *Ginkgo* nur höchst selten gelangen, obwohl ich sehr zahlreiche Blätter daraufhin prüfte. Fast immer färbten sich die Teile oberhalb des Schnittes annähernd gleichzeitig mit den unterhalb befindlichen gelb. Da ich die Richtigkeit der Versuche bei einem so sorgfältigen und bewährten Beobachter, wie es Stahl ist, nicht bezweifeln kann, so bleibt mir vorläufig die Verschiedenheit des Ausfalles in Stahl's und meinen Experimenten

---

[1] Richter O., Über das Erhaltenbleiben des Chlorophylls in herbstlich verfärbten und abgefallenen Blättern durch Tiere. Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten, Bd. XXV (1915), 7. Heft, p. 385.

[2] Molisch H., Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. Jena 1916, 1. Aufl., p. 77.

unaufgeklärt. Übrigens hat Stahl[1] selbst angegeben, daß die Versuche bei zahlreichen Monokotylen anders ausfallen als bei Dikotylen und daß hier die Verfärbung durch Hinderung der Ableitung wenig beeinträchtigt wird. Eine Erklärung für das verschiedene Verhalten gewisser Monokotylen von dem der Dikotylen wird nicht gegeben.

Nun noch ein Wort über das Magnesium des Chlorophylls. Bekanntlich besteht das Chlorophyllmolekül nach den Untersuchungen von Willstätter aus C, O, H, N und Mg. Es hat die Formel $C_{55}H_{72}O_6N_4Mg$. Der Umstand, daß Magnesium, ein für die Ernährung jeder Pflanze unentbehrlicher Nährstoff, einen Bestandteil des Chlorophylls ausmacht, bestärkte Stahl noch mehr in der Annahme, daß die Abbauprodukte des Chlorophylls bei der Vergilbung auswandern.

Zu den von mir bereits geäußerten Bedenken kommt nun auch das, daß die Pflanze zwar leicht Mangel an Kali und Phosphor leiden kann, weil davon im Boden immer nur geringe Mengen zur Verfügung stehen, und daß daher die Auswanderung dieser beiden Stoffe ganz verständlich ist. Nicht so aber beim Magnesium, denn daran fehlt es wohl gewöhnlich nicht. Die Pflanze kann sich dieses Metall stets leicht verschaffen. Dazu kommt noch, daß eine Verminderung des Magnesiums bei der Vergilbung der Blätter, wie aus zahlreichen übereinstimmenden Untersuchungen, insbesondere denen von Swart[2] hervorgeht, nicht stattfindet. Damit wird die Annahme von der Auswanderung der Umwandlungsprodukte des grünen Farbstoffes erst recht unsicher.

4. Der Zellkern. Da die vergilbenden oder vergilbten Blätter, wenn sie saftig vom Baume fallen, lebende Gebilde darstellen, so war es von vornherein wahrscheinlich, daß sie Plasma und Kern enthalten dürften. Es ist nicht schwer, sich von der Richtigkeit dieser Annahme zu überzeugen; man hat nur nötig, die Blätter in passender Weise zu fixieren und zu färben. Die Zellkerne treten dann in den allerdings recht plasmaarmen Zellen deutlich hervor. Während also die Chro-

[1] Stahl E., l. c., p. 138.

[2] Swart N., l. c., 77. Vgl. auch Tswett M., l. c., p. 100.

matophoren oft völlig verschwinden, bleiben die Zellkerne, obwohl stoffärmer und etwas kleiner, erhalten.

Mit Rücksicht auf die allgemeine Verbreitung und die fundamentale Wichtigkeit des Kernes für das Leben der Zelle, sowohl der grünen wie der nicht grünen, entspricht das Verbleiben des Nukleus in der vergilbten Zelle ganz unseren Erwartungen.

Genaue Messungen über die allmähliche Volumabnahme des Zellkernes und der Chromatophoren während der Vergilbung verdanken wir A. Meyer.[1] »Dieses Kleinerwerden der Organe im alternden Laubblatt hat hauptsächlich darin seinen Grund, daß das ergastische Organeiweiß der Chloroplasten und Kerne gelöst wird. Die Lösung des ergastischen Organeiweißes ist durch die Abnahme der Assimilationsenergie alternder Blätter bedingt. Diese bewirkt, daß am Tage nicht so viel Eiweiß aufgebaut werden kann, als zum Ersatz des[2] durch Atmung und Ableitung am Tage und in der Nacht verloren geht.« Hiermit werden meine[3] über das Verschwinden des Eiweißes in vergilbenden Blättern auf Grund der makroskopisch verwendeten Eiweißproben gemachten Befunde von neuem gestützt und bestätigt.

Es sei dies besonders betont, weil Schmidt[4] bemerkt, daß der Zellkern einen ähnlichen Zerfall erleidet wie das Chlorophyllkorn. Das ist aber nicht richtig, denn die Zellkerne sind im vergilbten Blatte leicht zu finden und erweisen sich als nicht zerstört.

5. Der oxalsaure Kalk bleibt, einmal ausgeschieden, gewöhnlich an Ort und Stelle liegen. Er ist ein Auswurfstoff. Es gibt zwar verschiedene Ausnahmen, in denen das erwähnte Kalksalz wieder in den Stoffwechsel einbezogen werden kann

---

[1] Meyer A., Das ergastische Organeiweiß und die vitülogenen Substanzen der Palissadenzellen von *Tropaeolum majus*. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 35. Bd., Jg. 1918, p. 667.

[2] Hier dürften im Original einige Worte ausgefallen sein.

[3] Molisch H., Die Eiweißproben etc., l. c.

[4] Schmidt Th., Beiträge zur Kenntnis der Vorgänge in absterbenden Blättern. Inaug. Diss. Göttingen, 1912, p. 6.

und auf die Kraus[1] aufmerksam gemacht hat, allein in den Blättern findet beim Vergilben und vor dem herbstlichen Laubfall in der Regel keine Auswanderung statt. Daher sehen wir in ganz vergilbten Blättern die Krystalle von oxalsaurem Kalk unverändert in den Zellen liegen.

6. Der kohlensaure Kalk, wie er in den Zystolithen abgelagert erscheint, bleibt gleichfalls als solcher zurück. Untersucht man z. B. ein vollständig vergilbtes Blatt von *Celtis australis* mikroskopisch, so findet man die Zystolithen ganz unverändert. Ebenso verhalten sich die Zystolithen von *Broussonetia papyrifera*, *Ficus elastica*, *F. repens F. radicans* und anderen.

Auch die Ablagerungen von kohlensaurem Kalk in den Haaren der Borragineen, Cruciferen und Cucurbitaceen erscheinen in vergilbten Blättern erhalten.

7. Die Kieselsäure, mag sie in der Zellhaut oder als besonderer Inhaltskörper im Zellinhalt eingelagert sein, wandert beim Vergilben nicht aus. Ich überzeugte mich davon bei den Blättern von *Callisia repens*, *Ulmus campestris*, *Angiopteris erecta* u. a. Die als Deckplättchen oder Stegmata bekannten Kieselkörper der Palmen und Orchideen verbleiben ebenfalls in den vergilbten Blättern an Ort und Stelle.

8. Stärke. Mit der Vergilbung ist auch in der Regel eine Auswanderung der Stärke verknüpft, wie aus den Beobachtungen verschiedener Forscher und aus meinen eigenen hervorgeht.

Interessant ist die zuerst von Berthold[2] gemachte und dann von Schmidt[3] bei zahlreichen Pflanzen festgestellte Tatsache, daß am Beginne der Rötung oder Vergilbung des Blattes ein vorübergehendes Stadium starker Stärkespeicherung zu verzeichnen ist. Diese erfolgt aber zu einer Zeit, wenn das Chlorophyll zumeist noch unvermindert vorhanden ist.

---

[1] Kraus G., Über das Verhalten des Kalkoxalats beim Wachsen der Organe. Flora, 83. Bd., 1897, p. 54.

[2] Berthold G., Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation. 1. Teil, 1898.

[3] Schmidt Th., Beiträge zur Kenntnis der Vorgänge in absterbenden Blättern. Inaug. Diss. Göttingen, 1912.

Mit großer Ausdauer verbleiben die Stärkekörner in ganz vergilbten Blättern in den Schließzellen; es spricht dies, wie vieles andere, sehr dafür, daß den Schließzellen, entsprechend ihren besonderen Funktionen, ein von den gewöhnlichen Epidermiszellen abweichender Stoffwechsel zukommt.

Die von Stahl[1] mit Hilfe der Kobaltmethode festgestellte Tatsache, daß vergilbte Blätter im Gegensatz zu grünen geschlossene Spaltöffnungen besitzen, konnte ich mit meinem Infiltrationsverfahren[2] bei folgenden Pflanzen am 21. Oktober 1917 an einem trüben Vormittag bestätigen: *Syringa vulgaris*, *Acer campestre*, *Ulmus campestris*, *Pirus communis*, *Crataegus oxyacantha*, *Evonymus europaeus*, *Prunus avium*, *Sorbus aria* und *Viburnum lantana*. Besonders beweisend war das Verhalten jener Blätter, die teilweise vergilbt, teilweise aber noch grün waren. Sehr geeignet erwiesen sich dazu die Blätter von *Syringa vulgaris*.

So lehrt uns denn auch die mit dem Vergilbungsvorgang Hand in Hand gehende Stoffauswanderung aus dem Blatte, wie zweckmäßig und außerordentlich ökonomisch die Pflanze mit ihrem Stoffvorrat vorgeht. Das Wertvolle wird aus dem dem Tode geweihten Blatte rechtzeitig zurückgezogen und für künftige Zeiten aufgespart. Das Unbrauchbare oder Unnötige hingegen wird, weil es bequem wieder erzeugt und leicht in genügender Menge beschaffbar ist, im Blatte belassen.

VII. Zusammenfassung.

1. Das Ziel dieser Arbeit ist, einige physiologische Bedingungen der Vergilbung des Blattes und verschiedener damit verbundener Veränderungen in der Zelle festzustellen.

2. Der Lichtabschluß hat auf die Vergilbung oft einen großen Einfluß. Es gibt Blätter, die schon nach wenigen

[1] Stahl E., Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Botan. Ztg., 20. Jg., 1894, p. 126.

[2] Molisch H., Das Offen- und Geschlossensein der Spaltöffnungen, veranschaulicht durch eine neue Methode (Infiltrationsmethode). Zeitschr. f. Botanik. 4. Jg., 1912, p. 106.

Tagen im Finstern der Vergilbung anheimfallen, zumal wenn man mit dem Lichtentzug gleichzeitig auch höhere Temperatur (20 bis 30°) auf die Pflanze einwirken läßt. Blätter von *Tropaeolum majus*, *Euphorbia splendens*, *Abutilon*-Arten und *Oplismenus undulatus* vergilben unter den genannten Bedingungen rasch und eignen sich für Vergilbungsversuche in hohem Grade.

Im Gegensatz dazu widerstehen der Vergilbung andere Pflanzen bei Lichtabschluß auffallend lange Zeit; wenn die Temperatur verhältnismäßig niedrig ist (5 bis 13°), oft 4 Monate und auch noch länger. Hierher gehören hauptsächlich immergrüne Pflanzen: Fichte, Tanne, Eibe, *Araucaria*, *Aucuba*, *Buxus*, *Laurus*, *Vinca* u. a.

Die in unseren Breiten gegen den Herbst zu abnehmende Lichtintensität muß daher den Vergilbungsprozeß fördern.

3. Die Gegenwart von freiem Sauerstoff ist für die Vergilbung unerläßlich. *Tilia*-, *Abutilon*- und *Tropaeolum*-blätter vergilben, wenn sie zur Hälfte in Wasser untergetaucht werden, nur so weit, als sie in Luft ragen, die im Wasser befindlichen Teile aber bleiben grün, weil der hier vorhandene absorbierte, spärliche Sauerstoff nicht ausreicht, um die Vergilbung der genannten Blätter zu ermöglichen.

4. Der Eintritt der Gelbfärbung des Blattes ist wenigstens unter normalen Verhältnissen in der Regel an ein gewisses Alter des Blattes gebunden. Das Vergilben ist eine Alterserscheinung. Durch gewisse äußere Faktoren kann man aber auch schon bei relativ jungen Blättern gewissermaßen künstlich dieses Symptom des Alterns hervorrufen, z. B. wenn man *Tropaeolum*-Pflanzen bei höherer Temperatur dem Lichte vollends entzieht, sie mangelhaft begießt oder hungern läßt. Hingegen kann durch ausgezeichnete Ernährung das Vergilben hinausgeschoben und die Lebensdauer der Blätter verlängert werden.

5. Versucht man mit Hilfe der vom Verfasser eingeführten »Kalimethode«, das Carotin in grünen und vergilbten Blättern zum Auskrystallisieren zu bringen, so zeigt sich, daß die vergilbten Blätter im Gegensatz zu den grünen keine oder nur wenige Krystalle, wohl aber anstatt dieser sehr viele

gelbe Tropfen erkennen lassen. Dies spricht sehr für die Ansicht von Tswett, der zufolge das Carotin des grünen Blattes beim Vergilben eine Umwandlung in einen anderen gelben Farbstoff erfährt.

6. Wendet man die Eiweißreaktionen nach dem Verfahren von Molisch makroskopisch auf grüne und vergilbte Blätter an, so läßt sich leicht zeigen, daß bei der Vergilbung ein großer Teil des Eiweißes, das in Form der plasmatischen Grundlage der Chlorophyllkörner vorhanden ist, umgewandelt wird und auswandert. Ob auch die Umwandlungsstoffe des Chlorophyllfarbstoffes selbst, insbesondere seine Stickstoff- und Magnesiumkomponente, das vergilbende Blatt gleichfalls verlassen und vor dem Blattfall in ausdauernde Organe hinübergerettet werden, bleibt noch fraglich. Hingegen ist sicher, daß das Kalkoxalat, der die Zystolithen und verschiedene Epidermisgebilde inkrustierende kohlensaure Kalk und die Kieselsäure im vergilbenden Blatte verbleiben.
